Die älteste Säugetierfauna Südamerikas und ihre Beziehungen.

Von

Dr. Th. Arldt,

Radeberg.

In keinem Kontinente der Erde sind in den letzten Jahrzehnten so reiche und so wichtige paläontologische Funde gemacht worden, wie in Südamerika dank der unermüdlichen Arbeit besonders des Direktors des Nationalmuseums von Buenos Aires Florentino Ameghino. Da die von ihm in zahlreichen Veröffentlichungen besprochenen Funde zum Teil frühere Ansichten über die ehemalige Verbreitung der Tiere und über die Gestalt der alten Kontinente bestätigen, teils neue Aufschlüsse über alte Formen gebracht haben, so dürfte ein zusammenfassender Rückblick nicht unangebracht sein. Im folgenden soll im wesentlichen nur auf die älteste Schicht der uns bekannten neotropischen Säugetierfauna eingegangen werden, da dieser die meisten und wichtigsten der Neufunde angehören.[1])

Noch vor zehn Jahren galt als die älteste der fossilreichen Formationen Südamerikas die der Sta. Cruzschichten. Nur wenige und zum Teil unsichere Reste waren aus älteren Schichten bekannt, darunter das in seiner systematischen Stellung lange Zeit zweifelhafte Pyrotherium. Seit 1897 aber sind aus ihnen so viele Formen beschrieben worden, daß sie, die der Pehuenche-Stufe entsprechen, an Reichtum kaum hinter den Sta. Cruzschichten zurückstehen. Denn während man bis 1904 aus den letzteren 537 Arten[2]) kannte, waren aus den Pehuenche-Schichten 484 bekannt. Dabei sind die Arten der älteren Schicht mannigfacher als die der jüngeren, denn

[1]) Wichtigste Literatur hierzu: Fl. Ameghino, Mammifères Crétacés de l'Argentine. Boletin del Instituto Geografico Argentino. t. 18, 1897 p. 419—510. — Notices preliminaires sur les Ongulés nouveaux des Terrains crétacés de Patagonie. Bol. de la Academia Nacional de Ciencias en Cordoba t. 16 1901 p. 349—427. — Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. Bol. Ac. Nac. Cienc. Cord. t. 18 1902 p. 5—68. — Nuevas Especies de Mamiferos cretaceos y terciarios de la Republica Argentina. Anales de la Societad Cientifica Argentina 1903—04. — Ferner Anales del Museo Nacional de Buenos Aires seit 1902, — Bol. Inst. Geogr. Arg. 1894, 1895. — S. Roth, Revista del Museo de La Plata 1899. 1901. 1903.

[2]) Zahlen nach E. L. Trouessart, Catalogus Mammalium III. 1905.

den 186 Sta.-Cruz-Gattungen stehen 235, den 40 Familien der gleichen Schicht 46 aus der Pehuencheformation gegenüber. Alle jüngeren südamerikanischen Formationen, die patagonische mit 111, die araukanische mit 80, die Pampasformation mit 219 Arten stehen weit hinter der neuerforschten Formation zurück, und sie macht sogar fast die Hälfte der lebenden Fauna (1034 Arten) aus. Die Ähnlichkeit zwischen den Tieren der Pehuenche- und Sta.-Cruzschichten ist ziemlich beträchtlich, 27 Familien, also etwa zwei Drittel aller vorkommenden sind beiden Formationen gemeinsam und nur eine einzige Unterorduung der Huftiere ist aus den älteren Schichten allein bekannt. In dieser Beziehung haben uns also die Funde keine Überraschung gebracht. Umgekehrt sind aber auch die aus den Sta. Cruzschichten bekannten Unterordnungen alle in den Pehuenchesschichten wiedergefunden mit zwei Ausnahmen. Es fehlen nämlich Verwandte der zu den Monotremen gerechneten Dideilotheriden sowie alle Insektivoren, die in der St. Cruzformation durch den monotypen Necrolestes patagonensis vertreten sind, der Beziehungen zu den afrikanischen Chrysochloriden besitzt. Da die Insektivoren überhaupt nur eine südamerikanische fossile Art besitzen, so ist ihr Fehlen wenig auffällig, sie sind zur fossilen Erhaltung wenig geeignet. Ihr Fehlen ist also durchaus nicht als wirklich vorauszusetzen, ebenso wahrscheinlich auch nicht das der Monotremen, obwohl der Fall hier etwas anders liegt, wie später erörtert werden soll.

Ameghino stellt die Pehuenche Stufe der oberen Kreideformation gleich entsprechend seiner Auffassung der jüngeren südamerikanischen Formationen, und in dieser Beziehung schließt sich ihm auch Trouessart in seinem Kataloge an. Wir hätten nach dieser Auffassung also in Südamerika eine reiche Säugetierfauna, darunter je nach der Deutung der Sparassodontier 434 bez. 446 Placentalier, aus einer Zeit, aus der uns sonst nur 3 Plazentalier aus Nordamerika bekannt sind, die in den Laramie-beds neben 19 Aplacentaliern sich finden. Die notwendige Folgerung hieraus, die Ameghino auch gezogen hat, würde sein, daß wir in Südamerika die Heimat aller höheren Säugetieren zu sehen hätten, und dieser Folgerung schließt sich auch das von Trouessart in seinem 3. Bande revidierte System der Säugetiere an. Als Vorfahren der Affen und Halbaffen erscheinen hiernach die Notopitheciden, als die der Raubtiere die Sparassodontier. Als Vorläufer der Nagetiere treten die Cephalomyiden und die Notostylopiden auf. Die Huftiere erscheinen schon in neun Unterordnungen gespalten, nur die Paarhufer (Artiodactyla) sind noch nicht vorhanden, dagegen glaubt Ameghino die Vorfahren der Pferde, Tapire, Rüsseltiere und Schliefer neben vielen ausgestorbenen Formen in Südamerika nachgewiesen zu haben. Weiterhin finden wir hier die Vorfahren der Edentaten und vielleicht auch der modernen Beuteltiere. Es fragt sich nur, ob diese Auffassung haltbar ist, was natürlich auch einen wesentlichen Einfluß auf die systematische Stellung verschiedener Reste ausüben muß.

Wollen wir diese Frage entscheiden, so handelt es sich vor allem um die Bestimmung des Alters der Pehuenche-Stufe. Ist sie wirklich kretazeisch, so ist die Ameghino'sche Auffassung wohl wahrscheinlich, aber sie bietet doch auch dann nicht die einzige mögliche Erklärung, trifft dagegen seine Annahme über das Alter der in Frage kommenden Schichten nicht zu, so fallen auch die aus ihr gezogenen Folgerungen. Das Alter der südamerikanischen Formationen ist schon viel umstritten worden und die Ansichten gehen ziemlich beträchtlich auseinander. Während Ameghino der Sta. Cruzformation eocänes Alter zuschreibt, glaubt Lydekker mit Bestimmtheit annehmen zu können, daß sie keinesfalls älter als untermiozän sein könne. Zittel nimmt eine vermittelnde Ansicht ein, indem er die Formation für oligocän hält entsprechend der Annahme d'Orbignys, daß die über ihr liegende Paranien-Stufe von miozänem Alter sei. Gegen die Ameghino'sche Annahme spricht besonders der schon hochspezialisierte Charakter der Sta. Cruz-Fauna, der sich durchaus nicht mit den untereozänen Formen der Puerco Beds von Neumexiko und der Cernays Fauna Europas vergleichen läßt. Besonders in der Bezahnung nehmen durch die hohe prismatische Form der Zähne Huftiere, Nager und Zahnarme eine ziemlich hohe Entwicklungsstufe ein, auch im Mangel eines Zahnwechsels stimmen die Tiere von Sta. Cruz mit den rezenten Formen überein. Auch die Vertreter des Affen, die Homunkuliden, sind differenzierter als die eozänen Pachylemuriden Nordamerikas. Auch weiterhin paßt die Zittel'sche Alterbestimmung besser beim Vergleich mit nordischen Formen als die Ansicht Ameghinos. Nach Zittel fällt das erste Auftreten in Nordamerika heimischer Tiergruppen wie der Bären, Waschbären, Hunde, Hirsche und Beutelratten in das Pliozän. Vorher ist es tatsächlich auch kaum möglich, erscheinen doch z. B. die Bären überhaupt erst in der Mitte der Miozänzeit und zwar in Europa, und die Hirsche treten sogar erst im oberen Miozän auf, sodaß es ausgeschlossen erscheint, daß sie in der gleichen Formation Südamerika erreicht haben sollten, zumal ihre mutmaßlichen Vorfahren (Palaeomeryx) ebenfalls erst in der jüngeren Miozänzeit in Europa lebten. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, daß die Familien während dieser Zeit allmählich nach Nordamerika sich ausbreiteten und im Pliozän in das jetzt mit Nordamerika in Verbindung tretende Südamerika einwanderten. Jedenfalls ist die Pampasformation den Equus- und Megalonyx-Beds Nordamerikas gleichzusetzen, in denen neben nordischen südamerikanische Tiere in großer Zahl sich finden, und die neuerdings in der Regel bereits zum Pleistozän gerechnet werden. Wären wirklich beide Amerika bereits im Miozän miteinander verbunden gewesen, gehörte also die araukanische Formation noch in diesen Tertiärabschnitt, so wäre es zum mindesten sehr merkwürdig, daß in den sicherlich pliozänen Loup-Fork-Beds noch nicht ein einziger Rest von südamerikanischen Tieren sich findet, während dies weniger auffällig ist, wenn die Verbindung beider Kontinente erst kurz vor deren Ablagerung zu stande kam. Weiterhin sprechen

auch die in Südamerika gefundenen Cetaceen gegen die Annahme Ameghinos. In Frage kommt besonders der ältere Cetaceen führende Horizont, der den Sta. Cruzschichten unterlagert, und demnach von Ameghino zum Eozän gerechnet wird. Eine der hier vorkommenden Gattungen, der zu den Pottwalen gehörende Diaphorocetus, besitzt eine zweite Art im Miozän von Maryland. Von dem nahe verwandten Physodon kennt man neben einer patagonischen Art aus den gleichen Schichten zwei aus dem europäischen Miozän und acht aus dem Pliozän von Belgien. Diese Beziehungen lassen also höchstens auf ein oligozänes Alter der in Frage kommenden Schichten schließen. Dazu kommen schließlich noch mannigfache Ähnlichkeiten zwischen der Fauna der Pehuencheformation und den eozänen Schichten von Fayum, auf die wir weiter unten zu sprechen kommen und die ebenfalls gegen ein kretazeisches Alter der Formation sprechen. Wir kommen demnach zu folgenden Altersbestimmungen für die südamerikanischen Formationen, denen wir einige Parallelablagerungen in den Nachbarkontinenten zur Seite stellen.

	Südamerika	Nordamerika	Afrika
Pleistozän.	Höhlen- und Tufffauna		
„	Pampasformation	Megalonyx-, Equus Beds	
Pliozän	Araukanische Form.	Loup Fork Beds	
Miozän	Patagonische Form.	John Day-, Deep River Beds	
Oligozän	Sta. Cruz-Formation	Uinta-, White River B.	
Eozän	Pehuenche Formation	Puerco-, Wahsatch-. Bridger Beds	Schichten v. Fayum
Kreide	Guaranitische Form.	Laramie-Beds	

Wir können uns nunmehr der Betrachtung der einzelnen Abteilungen der Pehuenchefauna zuwenden und einen Blick auf ihre Beziehungen zu anderen Faunen werfen. Schon aus den in Zittels Handbuch beschriebenen Formen ergaben sich ziemlich enge Beziehungen der alttertiären Fauna Südamerikas zu altertümlichen Formen Afrikas, die sich durch die in neuerer Zeit besonders durch v. Ihering vertretene Annahme einfach erklären, daß beide Kontinente während der mesozoischen Zeit und vielleicht noch im Eozän in Verbindung miteinander standen. Die Heimat der hierhergehörenden Plazentalier Südamerikas dürfte in Nordamerika zu suchen sein, wie an anderer Stelle nachzuweisen versucht worden ist.[1]) Andere Tiere weisen dagegen Beziehungen zu Australien auf, wie die Beuteltiere der Sta. Cruzformation. Sie scheinen die älteste Säugetierfauna Südamerikas zu repräsentieren, die sich vielleicht aus den ältesten Säugetieren, die in der Trias von Südafrika Vertreter besitzen, in Südamerika entwickelt haben dürfte und von

[1]) Th. Arldt. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt 1907. — Die Säugetierwelt Südamerikas. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Morphologie Systematik und Geographie der Tiere 1907.

Südamerika aus erst nach Australien gelangt ist. Am Ende der Kreidezeit dürften dann als zweite Säugetierschicht Plazentalier aus Nordamerika eingewandert sein. Diesen hauptsächlich auf die St. Cruzfauna begründeten Schlüssen widersprechen nun die Formen der Pehuenche Schichten nicht, sie erweitern nur nicht unbeträchtlich unsere Kenntnis von den damals eindringenden nordischen Formen.

An erster Stelle betrachten wir die Primaten. Diese sind in den hier in Frage kommenden Schichten durch die Familie der Notopitheciden, der „Südaffen" repräsentiert, die in drei Unterfamilien durch 11 Gattungen mit 23 Arten vertreten sind, während nur 3 Arten in den Sta. Cruzschichten sich finden und 1 von zweifelhafter Stellung in Pliozän. Daß diese Tiere nicht als Vorgänger der nordischen Pachylemuriden und Anaptomorphiden, mit denen sie nahe verwandt sind, aufgefaßt werden können, folgt aus den obigen Erörterungen über das Alter der Pehuenche-Fauna. Diese ist nicht die Mutterfauna der Puercofauna, sondern deren Schwesterfauna. Die Stammformen der drei Urprimatenformen dürften in Nordamerika gelebt haben. Zwei Familien blieben im Norden, gelangten aber erst im Laufe der Eozänzeit nach Europa, wo sie bei Cernays fehlen. Hier aber müssen aus ihnen die altweltlichen Affen hervorgegangen sein, während die breitnasigen Affen sich an die Notopitheciden anschließen dürften. Die Gruppe der Simiae wäre hiernach diphyletisch und deshalb besser in zwei selbständige, den Halbaffen gleichwertige Unterordnungen zu zerlegen, tatsächlich stehen ja die Breitnasenaffen den lebenden Halbaffen, z. B. in der Bezahnung so nahe als den Katarhinen.

Insektenfresser fehlen in den Schichten, wie schon erwähnt, doch jedenfalls nur zufällig, es dürften aber sicher in jener Zeit solche vom Typus der Notogeae in Südamerika gelebt haben. Auch die Nager sind nicht sonderlich vertreten. Wir kennen von ihnen nur die Familie der Cephalomyidae mit drei Gattungen und 7 Arten, die an die Stachelschweinnager (Hystricomorpha) sich anschließt und den argentinischen Lagostomiden am nächsten steht. In ihnen haben wir die ältesten bekannten echten Nager zu sehen, denn selbst die nordischen Ischyromyiden reichen nur bis zur Mitte der Eozänzeit zurück. Dagegen gehören dem Untereozän die früher zu den Affen gerechneten Mixodectiden und Plesiadapiden an. Die Hystricomorphen müssen also sehr früh vom gemeinsamen Nagerstamme sich abgezweigt haben, etwa so wie Tullberg[1]) in seinem Stammbaume der Nager es darzustellen versucht hat. Jedenfalls hat die Differenzierung der Nager bereits in der Kreidezeit begonnen. Sie muß dann im Eozän im Süden schon zu einer weiteren Spaltung geführt haben, noch ehe die Kontinente sich trennten, da sich sonst nicht die engen Beziehungen zwischen Cercolabiden und Hystriciden, sowie zwischen Octodontiden, Capromyiden und Cteno-

[1]) T. Tullberg. Über das System der Nagetiere. Nova Acta Reg. Societatis Scienciarum. ser. III. Upsala 1899. p. 481.

dactyliden erklären ließen. Es scheint also mindestens eine Spaltung in drei Zweige der Bildung des südlichen Atlantischen Ozeans vorausgegangen zu sein, als deren Vertreter denn auch in den Sta. Cruzschichten neben den oben genannten drei südamerikanischen Familien die Lagostomiden auftreten und zwar mit so großem Formenreichtum, daß ihr erstes Auftreten auch aus diesem Grunde für die Eozänzeit angenommen werden darf. Den ältesten Nagern standen die Tillodontier sehr nahe, von denen 13 Gattungen mit 29 Arten bekannt sind, die die Familie der Notostylopiden bilden. Durch die Entdeckung dieser Familie ist Südamerika das an Tillodontiern reichste Land geworden, während man noch vor kurzem keinen Rest dieser Ordnung aus südamerikanischen Ablagerungen kannte. Da die ganze Ordnung in dem paläontologisch so gut durchforschten Europa nur zwei Arten aufweist, so dürfte ihr amerikanischer Ursprung außer Frage stehen, und damit ist auch die Heimat der Nager festgelegt. Sie müssen sich in Nordamerika entwickelt haben, von wo sie sich einerseits nach Europa, andererseits nach Südamerika und Afrika ausbreiteten. Keinesfalls können aber die südamerikanischen Hystricomorphen mit den europäischen Theridomyiden aus dem Oligozän und Miozän zusammengebracht werden, vielmehr beruhen die Ähnlichkeiten nur auf Konvergenzerscheinungen, wie bereits Scott nachgewiesen hat. Gerade die Auffindung der Cephalomyiden und Notostylopiden bietet der Annahme eine gute Stütze, die die Heimat der alten neotropischen Fauna in Nordamerika sieht, denn selbst bei einer Gleichsetzung der Sta. Cruzformation mit dem Miozän würden diese Formen mindestens gleichaltrig mit den ältesten Theridomyiden sein, könnten also nicht von ihm abstammen. Die Tillodontier pflegt man nicht nur als die Stammgruppe der Nager, sondern auch als die der Zahnarmen (Edentata) anzusehen. Zu ihnen leiten die Stylinodontiden über, die Trouessart nach dem Vorgange von Wortmann[1]) als Unterordnung der Ganodonta bereits zu den Edentaten stellt. Diese Gruppe ist in den Pehuencheschichten nicht vertreten, dagegen sind hier echte Edentaten zu finden und und zwar in großer Spezialisierung: 6 Familien mit 28 Gattungen und 61 Arten, sodaß sie an Formenreichtum unter allen hier vertretenen Ordnungen an zweiter Stelle stehen. Alle Reste schließen sich an schon früher bekannte neotropische Formen an, meist gehören sie in schon früher aufgestellte Familien. Nur zwei Arten repräsentieren nach Ameghino je eine neue selbständige Familie, beide schließen sich aber doch noch eng den Gravigraden an, die außerdem durch zwei Mylodontiden vertreten sind. Die Faultiere fehlen völlig, indessen beweist dies nichts gegen ihr Vorhandensein, da wir von ihnen überhaupt nur 3 fossile Reste aus den Sta. Cruzschichten, dagegen keine jüngeren Formen kennen. Sie danken die schlechte Erhaltung ihrem Leben als Baumtiere, ähnlich wie das ja auch bei den Affen

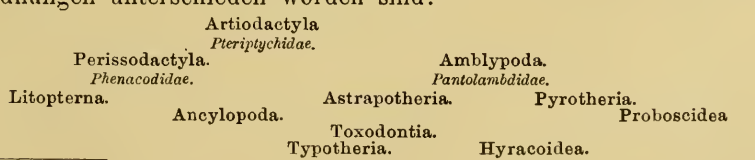
[1]) J. L. Wortmann, The Ganodonta and their Relationship to the Edentata. Bull. of the Americ. Mus. 1897 p. 59—110.

der Fall ist, indem bei den altweltlichen auf 160 lebende nur 24 fossile und bei den amerikanischen gar nur auf 95 lebende 9 fossile Arten kommen. Wir dürfen hiernach annehmen, daß neben der Gruppe der Gravigraden auch die der Faultiere (Tardigraden) in Südamerika vorhanden war. Bedeutend reicher als diese Gruppen waren aber die Lorikaten vertreten, und zwar durch 3 Peltephiliden, 6 Glyptodontiden und 48 Gürteltiere (Dasypodiden), d. h. alle drei hierher gehörenden Familien waren schon ziemlich entwickelt, ja die letzten, die allein noch überleben, erreichten bereit in der Pehuencheformation, was die Vielseitigkeit der Entwicklung anlangt, ihren Höhepunkt, denn bereits im Oligozän kennen wir von ihnen nur noch 24 Arten in 8 Gattungen (gegen 21 im Eozän) und dann gehen die Zahlen noch beträchtlich weiter herunter. Auch hier bedeutet also die Erforschung der Pehuencheschichten eine beträchtliche Erweiterung unserer Kenntnisse, indem von allen fossil bekannten Gürteltieren reichlich 50%, selbst von allen Lorikaten 29% ihnen angehören. Selbst eine lebende Unterfamilie, die der Dasypodinen, findet sich bereits im Eozän, ja von ihren 85 überhaupt bekannten Arten gehören ihm 40 an, gegenüber 17 oligocänen und 15 lebenden. Daneben finden sich noch zwei andere Unterfamilien, ebenso sind auch die Glyptodontiden bereits in Unterfamilien gespalten, deren eine auf das Eozän beschränkt ist Alles dies beweist also eine schon ziemlich weit vorgeschrittene Differenziation, aus der wir schließen können, daß die Einwanderung der Stammformen beträchtlich früher erfolgte, also wie oben vermutet, bereits in der Kreidezeit, denn daß die Differenzierung der Edentaten im Süden erfolgte, ist bei dem völligen Fehlen derselben im Norden nicht zweifelhaft. Man kennt allerdings aus dem unteren Oligozän Frankreichs zwei Gattungen Leptomanis und Palaeorycteropus, die zu den beiden afrikanischen Familien der Zahnarmen gerechnet zu werden pflegen, indessen stellt dies Lydekker immerhin nur als vermutlich hin, es können also daraus keine weiterreichende Schlüsse wie etwa auf einen europäischen Ursprung der Edentaten gezogen werden, zum mindesten nicht der südamerikanischen, die so beträchtlich von den altweltlichen sich unterscheiden, daß Lydekker letztere als selbständige Ordnung der Effodentia ansehen möchte.

Bei weitem die Hauptmasse der Pehuenchefauna gehört zu den Huftieren, die in 26 Familien mit 155 Gattungen und 315 Arten auftreten (gleich 57,66 bezw. 67% der Fauna). Infolgedessen bietet diese Ordnung uns auch das größte Interesse. Zum Teile schließen sich die neuentdeckten Formen an die schon früher bekannten südamerikanischen Unterordnungen der Typotherien, Toxodontier und Litopternen an, andere dagegen an bisher nur aus anderen Kontinenten bekannte. Über die beiden erstgenannten Unterordnungen ist wenig zu sagen, die eozänen Formen haben uns keine Überraschungen gebracht. Als ihnen nächst verwandt sah man schon früher die hauptsächlich in Afrika heimischen Schliefer (Hyracoidea) an, von denen man vor wenigen Jahren keine fossilen Reste kannte.

Jetzt rechnet Ameghino ihnen 3 Familien mit 43 Arten aus den Pehuencheschichten zu, und gleichzeitig mit ihnen (nach der oben gegebenen Zeitbestimmung) lebten in Afrika echte Hyraciden wie das Saghatherium von Fayum. Dieser Zweig der südlichen Huftiere muß also ebenfalls schon sehr früh in die drei genannten Unterordnungen sich gespalten haben, von denen die Hyracoiden in Südamerika nur bis zum Oligozän erhalten blieben, in dem sie nur wenige Formen besitzen, während die beiden anderen Gruppen jetzt erst ihre Hauptentfaltung fanden. Von den Toxodontiern hat man neuerdings verschiedene Familien abgetrennt und zu anderen Unterordnungen gestellt, so die Astrapotheriden zu den vorwiegend nordamerikanischen Amblypoden. Da wir aber die Puercofauna als Schwesterfauna der Pehuenchefauna auffassen müssen, so empfiehlt es sich vielleicht, der früheren Annahme folgend eine Unterordnung der Astrapotherien aufzustellen und ihr die vier ausschließlich neotropischen amblypodenähnlichen Familien zuzurechnen, denen sich als Vertreter einer fünften das Arsinoitherium von Fayum anschließt, das der Hauptmasse der Astrapotherien gleichaltrig ist. Merkwürdigerweise weisen diese im Zahnbau große Ähnlichkeiten mit den Nashörnern auf, besonders mit dem Cadurcotherium aus dem europäischen Oligozän, sodaß verschiedene Forscher dieses sogar zu den Astrapotheriden stellen. Dies würde sich verstehen lassen, wenn man den südamerikanischen Ursprung der Plazentalier annimmt, es wäre Cadurcotherium dann eben ein letzter Rest nach dem Norden gelangter Astrapotherien, die sonst hier zu Amblypoden sich weiterentwickelt hätten. Nun sahen wir uns aber zu der Annahme gezwungen, daß die ersteren in Südamerika erst nach seiner Trennung vom Norden sich entwickelt hätten, und so dürfte die europäische Gattung nach wie vor den Rhinocerotiden zuzurechnen sein, eine Ansicht, der auch Lydekker zuneigt. Die Ähnlichkeit hat keine höhere Bedeutung als die oben bei den Nagern erwähnte, und sie tritt auch noch bei anderen Hufergruppen auf. Eine solche Parallelentwicklung braucht uns nicht wunder zu nehmen, haben doch auch die australischen Beuteltiere Formen hervorgebracht, die als Repräsentanten der Nagetiere, Huftiere, Affen, Insektenfresser und Raubtiere angesehen werden können, ohne mit ihnen in genetischem Zusammenhange zu stehen. Dem Cadurcotherium ähnelt noch eine zweite neotropische Familie, die der Homalodontheriden, die man mit zwei anderen neotropischen und den nordischen Chalicotheriden als Ancylopoden zusammenfaßt. Die nordische Familie zeigt durch ihre mächtigen Krallen Ähnlichkeit mit den Edentaten, nähert sich aber in ihrem Zahnbau außerordentlich den zu den Unpaarhufern gehörenden Titanotheriden, sodaß sie ebensogut zur gleichen Unterordnung gerechnet werden können. Wir hätten hier also ein weiteres Beispiel der Parallelentwicklung. Ein drittes liefern die Litopternen, die wiederholt zu den Unpaarhufern gestellt worden sind. Besonders die hauptsächlich in den Pehuencheschichten sich findenden Notohippiden suchte man in enge Beziehungen zu den Pferden zu setzen, als deren Stammform Ame-

ghino sie ansieht, was natürlich nur auf Grund seiner Altersbestimmung möglich ist. Dagegen ist eine enge Verwandtschaft ausgeschlossen bei eozänem Alter der in Frage kommenden Schichten. Allerdings dürften die zuletzt besprochenen Unterordnungen in ihrer Wurzel den Unpaarhufern nahe stehen, sodaß sich daraus die konvergente Entwicklung einigermaßen erklärt. Die Gattungen Prohyracotherium und Proectocyon hat Ameghino sogar in die nordische Familie der Hyracotheriden gestellt, doch dürften sie mit dem nahe verwandten Ectocion aus den Wahsatchschichten Nordamerikas besser zu den Condylarthren zu stellen sein, die die älteste Hufergruppe sind. Es ist daher nicht wunderbar, daß diese Unterordnung sich auch in Südamerika findet, ja man kann sagen, die neuen Funde haben hier eine notwendige Forderung erfüllt. Nicht weniger als 6 Familien sind in den Pehuencheschichten hierher zu rechnen, von denen 5 Reste auch in Nordamerika, eine sogar auch in Europa besitzen. Diese Unterordnung muß also bereits in der Kreidezeit bis in die Familien differenziert worden sein, während diese bei den anderen zum Teil erst in der Eozänzeit sich entwickelt haben dürften, an die Condylarthren sich anschließend. So könnten an die Pantolambdiden im Norden die Amblypoden, im Süden die Astrapotherien, an die Phenacodiden im Norden die Perissodactylen, im Süden die Ancylopoden und Litopternen sich anschließen. Die Condylarthren sind wie im Norden auch in Südamerika bald wieder verschwunden, von ihren 44 Arten sind 41 eocän und nur 3 Pantolambdiden oligozän. Die letzte neotropische Unterordnung bilden die Pyrotherien, die in mancher Beziehung den Amblypoden ähneln, immer mehr aber als Verfahren der Rüsseltiere erkannt worden sind[1]). Pyrotherium selbst ist der erste wichtige Rest, den man bereits 1888 in den Pehuencheschichten entdeckte und der mit seinen später aufgefundenen Verwandten ausschließlich auf diesen Horizont beschränkt ist. Bezeichnenderweise gehören hierher auch Moeritherium und Barytherium aus dem Eozän von Fayum, neben denen bereits der älteste Elefant Palaeomastodon vorkommt. Die Stammformen der beiden Unterordnungen scheinen hiernach denen der Amblypoden, also den Pantolambdiden nahe gestanden zu haben. Die Unterordnungen der Huftiere dürften sich demnach etwa in folgender Weise gruppieren, wobei statt der Condylarthren einige Familien derselben eingeführt, aber durch den Druck von den Unterordnungen unterschieden worden sind:



[1]) Vgl. C. W. Andrews, On the Evolution of the Proboscidea. Philos. Transact. of the Royal Society. London, 1903, p. 99—118.

H. Ameghino, Linea Filogenetica de los Proboscideos. Anales. Mus. Buenos Aires 8. 1902, p. 19—43.

Oben stehen nordische, unten südliche Formen und zwar links südamerikanische, rechts afrikanische.

Wir haben nunmehr alle sicheren Plazentalier der Pehuencheschichten kurz erwähnt. Eine unsichere Stellung nehmen die Sparassodontier ein, die Trouessart neuerdings nach Ameghino zu den Creodontiern stellt, als deren Vorfahren er sie ansieht, die wir aber vielleicht besser als eine besondere Unterordung oder Ordnung der Beuteltiere auffassen können, eine Annahme, die ebenfalls durch Ameghino geäußert worden ist und die besser zu dem eozänen Alter der Pehuencheschichten paßt. Nach dem früher erörterten würden hiernach die Sparassodontier der ältesten Fauna Südamerikas angehören, die seit mesozoischer Zeit hier heimisch war. Jedenfalls entwickelten sie sich aber erst im Tertiär, da im Eocän erst drei Familien mit 12 Arten auftreten, die im Oligocän auf 5 Familien mit 40 Arten anwachsen und erst beim Einbruche der nordischen Formen verschwinden, wahrscheinlich infolge der Konkurrenz der unter ihnen eindringenden Räuber. Ähnliches gilt auch von den echten Beutlern, die sich indessen in Caenolestes bis zur Gegenwart behauptet haben. Sie sind im Eozän bereits durch zwei Unterordungen vertreten, die Polyprotodontier durch die Microbiotheriden, die Diprotodontier, durch die Abderiditen, Epanorthiden und Garzoniiden. Dazu kommen noch zwei monotype Gattungen, die Ameghino zu den zu den Prodidelphyiern gehörenden Triconodontiden rechnet, die sonst ausschließlich jurassisch sind, sodaß die Zusammengehörigkeit etwas fraglich erscheint. Vielleicht haben wir es hier mit den letzten Resten eines besonderen Zweiges der Prodidelphyier zu tun, aus dem die echten Beutler sich entwickelt haben.

Endlich werden aus den Pehuencheschichten noch Allotherien beschrieben und zwar in ziemlich großer Zahl (20 Arten). Drei Familien sind ausschließlich auf diese Schichten beschränkt. Sie könnten also der Urfauna von Südamerika angehören. Dagegen sind die Neoplagiaulaciden im Norden von der oberen Kreide bis zum Eocän bekannt und schließen sich an ältere nordische Formen an, und gleiches gilt von den erst aus den Sta. Cruzschichten bekannten Polymastodontiden. Da überhaupt der Schwerpunkt der Entwicklung der Allotherien im Jura im Osten lag, so ist vermutlich die ganze Ordnung erst mit den Plazentaliern nach Südamerika gelangt.

Es wurde schon oben angedeutet, daß wir vermuten können, daß auch die Vorfahren der zu den Monotremen gerechneten Dideilotheriden im Eozän in Südamerika lebten. Die Heimat dieser Ordnung dürfte in Australien zu suchen sein, wo sie aus den ältesten Allotherien hervorgegangen sein mögen, deren Einwanderung wir nach der Verteilung von Land und Wasser während der Trias- und Jurazeit unbedingt annehmen müssen. Wie am Ende der mesozoischen Zeit die Beuteltiere aus Amerika nach Australien gelangt sind, so mögen ihnen damals die Monotremen entgegengewandert sein, wie ja durchgängig wechselseitige Faunenausgleiche sich nachweisen lassen.

Wir sind hiernach zu dem Schlusse gekommen, daß die allerälteste Säugetierfauna Südamerikas aus Prototherien wahrscheinlich vom Typus der Pantotheria (Dromatherium in Nordamerika) bestand, die von Afrika aus ins Land gelangten und aus denen Prodidelphyier hervorgingen. Um die Mitte der Kreidezeit bestand die Fauna Südamerikas daneben aus echten Beutlern, während gleichzeitig in Australien die Monotremen, im Nordatlantischen Kontinente Plazentalier lebten. Während der oberen Kreide gelangten die südamerikanischen Beutler nach Australien, von wo ihnen Monotremen sich entgegen ausbreiteten; dann trat der Kontinent mit Nordamerika in Verbindung, nachdem vorher ein von Jhering nachgewiesener Meeresarm ihn in zwei Theile zerlegt hatte. Plazentalier aller Ordnungen, sowie Allotherien drangen ein, während Südamerika dem Norden als Gegengeschenk die Didelphyiden bot, die von jetzt an hier sich ausbreiten, um im Pliozän nach Südamerika zurückzugelangen.

Es seien nun noch die in den Pehuencheschichten vorkommenden Säugetierfamilien systematisch zusammengestellt nebst Angabe der Zahl ihrer hier vertretenen Gattungen und Arten sowie der Zahl ihrer sämtlichen in Südamerika bekannten Arten,[1]) letztere aber nur bei den Familien angegeben.

		Im Eocän			Überhaupt
		Familien	Gattungen	Arten	Arten
A. Placentalia.		**34**	**210**	**445**	
I. Primates.	1. Notopithecidae	**1**	**11**	**23**	27
II. Rodentia.	2. Cephalomyidae	**1**	**3**	**7**	7
III. Tillodontia.	3. Notostylopidae	**1**	**13**	**29**	30
IV. Edentata.		**6**	**28**	**61**	
a) Loricata		3	25	57	
	4. Dasypodidae		21	48	125
	5. Glyptodontidae		3	6	91
	6. Peltephilidae		1	3	10
b) Gravigrada		3	3	4	
	7. Megatheridae		1	2	91
	8. Orophodontidae		1	1	1
	9. Protobradydae		1	1	1
V. Ungulata		**25**	**155**	**325**	
a) Hyracoidea		3	15	43	
	10. Acoelidae		4	19	19
	11. Archaeohyracidae		9	19	21
	12. Adianthidae		2	5	7
b) Typotheria		3	11	18	
	13. Eutrachytheridae		2	3	4
	14. Interatheridae		3	6	50
	15. Hegetotheridae		6	9	33
c) Toxodontia		1	3	6	
	16. Nesodontidae		3	6	36

[1]) Nach Trouessart C. M. III. 1905.

d) Astrapotheria		4	23	62	
	17. Pantostylopidae		5	10	10
	18. Trigonostylopidae		3	15	15
	19. Albertogaudryidae		5	11	11
	20. Astrapotheridae		10	26	45
e) Ancylopoda		3	53	115	
	21. Isotemnidae		22	53	53
	22. Leontinidae		13	27	30
	23. Homalodontheridae		18	35	42
f) Litopterna		3	15	23	
	24. Proterotheridae		4	4	62
	25. Macrauchenidae		3	3	21
	26. Notohippidae		8	16	23
g) Condylarthra		6	29	45	
	27. Caroloameghinidae		1	2	2
	28. Periptychidae		5	5	5
	29. Pantolambdidae		4	5	8
	30. Phenacodontidae		15	22	24
	31. Solenoconidae		1	4	4
	32. Meniscotheridae		3	7	7
h) Pyrotheria		2	6	13	
	33. Carolozittelidae		2	4	4
	34. Pyrotheridae		4	9	9
B. Marsupialia		**8**	**13**	**19**	
VI. Diprotodontia		**3**	**3**	**3**	
	35. Abderitidae		1	1	20
	36. Epanorthidae		1	1	25
	37. Garzoniidae		1	1	12
VII. Sparassodontia		**3**	**6**	**12**	
	38. Borhyaenidae		2	6	16
	39. Arminiheringidae		2	3	3
	40. Hathylacinidae		2	3	10
VIII. Polyprotodontia.	41. Microbiotheridae	**1**	**2**	**2**	16
IX. Prodidelphyia.	42. Argyrolestidae?	**1**	**2**	**2**	2
C. Prototheria		**4**	**12**	**20**	
X. Allotheria		**4**	**12**	**20**	
	43. Odontomysopidae		1	1	1
	44. Promysopidae		2	4	4
	45. Polydolopidae		8	14	14
	46. Neoplagiaulacidae		1	1	2